

*LES RAPPORTS ANATOMIQUES
DU MEMBRE PELVIEN VESTIGIAL
CHEZ LES SQUAMATES SERPENTIFORMES*

I. *Anguis fragilis* (Anguidae, Lacertilia)
et *Python sebae* (Boidae, Ophidia)

Par J. P. GASC

INTRODUCTION.

Parmi les Lépidosauriens, ou Squamates, un grand nombre de formes montrent une tendance à la réduction des membres pairs qui se poursuit parfois jusqu'à la disparition totale. La fréquence de ce processus de régression, touchant des appendices caractéristiques des Vertébrés Tétrapodes et dans des lignées distinctes, prouve que la forme apode ne conduit pas à une impasse évolutive, mais représente au contraire un type d'organisation particulièrement favorable dans un certain contexte biologique¹.

FÜRBRINGER (1870) appliqua le premier sa recherche à une grande série de Lacertiliens serpentiformes et envisagea quelques points de comparaison avec les Ophidiens. Mais son propos était avant tout centré sur le membre antérieur, complètement absent chez ces derniers. Quelques monographies ont suivi cet ouvrage de base ; citons les travaux de HUMPHRY (1872) et SAUVAGE (1878) sur *Ophisaurus apodus*, de SMALIAN (1885) sur les Amphisbenidés, de COPE (1892) complétant la série étudiée par FÜRBRINGER. DUERDEN (1922), ESSEX (1927) ont réuni des documents concernant les Reptiles « dégénérés » d'Afrique du Sud. Seul SEVERTSOV (1931), suivi de STOKELY (1947) ont tenté de dégager, à partir de cette masse de documents, quelques lois évolutives. Rappelons que pour SEVERTSOV la réduction des pattes est corrélative d'un allongement du tronc. La fonction locomotrice des membres laisse progressivement la place à une fonction locomotrice des ondulations du tronc, processus coordonné génétiquement et confirmé par la sélection. STOKELY pousse plus loin son interprétation dans le sens lamarekien : la réduction est une réponse active de l'organisme à une rupture de l'« équilibre biomorphologique ».

Les membres vestigiaux de certains Ophidiens ont été étudiés d'autre part dès 1825 par MAYER. Mais à vrai dire, même les travaux de simple

1. Dans un travail intitulé « Modalités anatomiques de la Reptation », nous tentons l'analyse des conditions de cette adaptation.

description sont plutôt rares. Depuis d'ALTON (1834), qui décrit un Python et PETERS (1863), DUERDEN et ESSEX (1923), *Leptotyphlops* et *Typhlops*, le travail de BELLAIRS (1950) est le seul qui soit vraiment détaillé. Citons encore une description ostéologique des membres pelviens de quelques Aniliidés faite en 1961 par MLYNARSKI et MADEJ.

Au cours d'une série d'études descriptives des vestiges pelviens chez les Lacertiliens et les Ophidiens, nous tenterons de dégager les caractères propres aux uns et aux autres ainsi que les modalités propres à l'ensemble des Squamates. Cette première note concerne deux formes tout à fait communes : l'Orvet (*Anguis fragilis*), lacertilien apode, et le Python de Seba (*Python sebae*) serpent conservant des restes de membres postérieurs. Ce choix n'est pas dicté par un goût du paradoxe, le Lézard paraissant ici, à première vue, plus régressé que le Serpent, mais au fait que nous ayons pu disposer d'animaux frais, permettant une étude détaillée grâce à une injection vasculaire. Pour cette dernière nous avons utilisé la méthode décrite par BENJAMIN et GASC (1964) : le Rhodophas, coloré et rendu radio-opaque par l'addition de Lipiodol, ces corps admettant tous deux l'acétone comme solvant, est injecté en direction caudale dans l'aorte dorsale.

L'injection a été pratiquée sur deux exemplaires mâles, car la région étudiée est susceptible de présenter un dimorphisme sexuel. Simultanément nous avons procédé à la dissection d'exemplaires fixés dans le formol (trois Orvets, deux Pythons), et à l'examen de pièces ostéologiques.

Plusieurs radiographies ont été prises, avant et au cours de la dissection. Nous avons utilisé, selon notre technique habituelle, une émulsion très lente à grain fin, le film Kodak métallographique (Type M). La distance du foyer au film est de 130 cm, la tension de 80 KV ou 85 KV selon que l'animal est dépouillé ou non, l'intensité de 20 ma, la durée de l'exposition de 25 s. pour un Python, 20 s. pour un Orvet. Ces radiographies permettent le repérage des trajets vasculaires et des rapports entre l'axe vertébral (vertèbres et côtes), la ceinture et les membres vestigiaux, le tégument (la projection par leur tranche des écailles des faces dorsale et ventrale constituant une coupe sagittale) et l'ouverture cloacale. En raison de la grande distance séparant le foyer du film et la faible épaisseur des pièces, les déformations sont minimales et des mesures de proportions peuvent être prises sur le cliché pour établir progressivement un dessin général à partir des croquis de détail pris au cours de la dissection à la loupe binoculaire.

A. — *Anguis fragilis* (Linné).

Chez l'Orvet la réduction de l'appendice pelvien atteint un maximum. Aucune trace n'apparaît à la surface externe du tégument, lisse et souple. Les écailles sont simplement imbriquées et ne forment pas d'anneaux transversaux ; on en compte cependant deux rangées par segment vertébral. Le tronc est allongé, étroit ; la queue autotomique (« serpent de

verre ») représente un peu plus de 50 % de la longueur totale du corps ; elle est tronquée chez la plupart des individus adultes.

Nous examinerons successivement l'ostéologie vertébrale de la région pelvienne, la position et la morphologie de la ceinture vestigiale, la musculature et enfin l'innervation de la région pelvienne.

1) L'AXE VERTÉBRAL (fig. 1).

Le nombre des vertèbres présacrées varie entre 62 et 68, avec une nette dominance du chiffre 64. Ces vertèbres portent des côtes depuis la 4^e jusqu'à la dernière ; sur celle-ci les côtes sont courtes et recourbées vers l'arrière ; l'une d'elles ou les deux sont parfois soudées à la vertèbre (constituant alors une vertèbre lombaire).

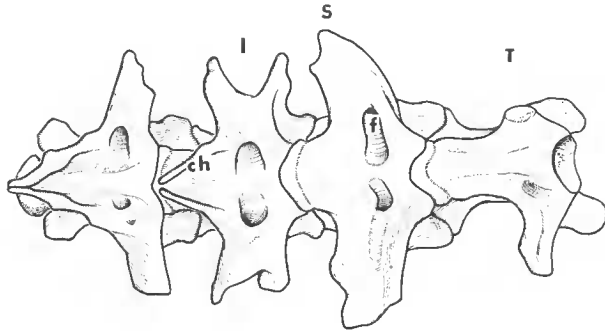


FIG. 1. — *Anguis fragilis*. Ostéologie de l'axe vertébral dans la région pelvienne, vue ventrale. Cet exemple montre une forte asymétrie.

ch., premier os chevron ; orifice ventral du canal transversal ; l., deuxième lymphopoplyse ; S, vertèbre sacrée ; T, dernière vertèbre du tronc portant ici, d'un côté une côte soudée, de l'autre une côte libre (celle-ci a été retirée).

La seule vertèbre indiscutablement sacrée par ses rapports avec la ceinture vestigiale, porte de chaque côté une côte soudée élargie antéro-postérieurement, courte, ayant la forme d'une aile de rapace ; chacune de ces côtes montre :

— ventralement et suivant son axe un sillon aboutissant vers la base à un foramen ouvert médialement et qui transperce la côte ;

— dorsalement, près de l'extrémité distale du bord caudal, une profonde échancrure au fond de laquelle s'ouvre un foramen uni à celui de la face ventrale par un canal à peu près horizontal (sur un des exemplaires étudiés, ce canal n'apparaissait pas). Cette échancrure divise donc la région distale de la côte sacrée en une branche antérieure, la plus longue, sur l'extrémité de laquelle repose la ceinture et une branche postérieure, légèrement plus ventrale. Ces branches constituent le support cranial du cœur lymphatique. Un conduit empruntant le canal transverse met la partie antérieure de cet organe en communication avec le sinus lym-

phatique médian, sous-vertébral. La côte sacrée constitue donc une lymphapophyse fonctionnelle.

La vertèbre suivante porte des côtes soudées plus courtes, bifurquées distalement en une branche dorso-antérieure et une ventro-postérieure. Il s'agit aussi de lymphapophyses. Comme dans la côte sacrée, un canal transversal perfore l'os ; il permet la réunion de la partie postérieure du cœur lymphatique, calée entre les deux branches, au sinus médian. Cette vertèbre porte en outre, sous le col du condyle, les premières hémaphyses dont les bras, très inclinés vers l'arrière, se rejoignent à peine ventralement. Un fort tendon unit distalement ce premier os chevron au suivant, et un ruban musculaire médian, prenant naissance à son extrémité, gagne vers l'avant la paroi dorsale du tube digestif au niveau du proctodaeum.

Corrélativement à l'effacement de la région zonale, la différenciation morphologique des vertèbres sacrées n'est pas tranchée, seule la première vertèbre conserve des rapports directs avec la ceinture ; la limite entre région sacrée et région caudale tend ainsi à devenir floue, tandis que se crée une *région cloacale* où les côtes bifurquées et soudées chez *Anguis*, logent les chambres contractiles postérieures de l'appareil lymphatique. Ici, le « Nebenthorax », pour reprendre un terme créé par WEBER (1835), désignant l'ensemble des lymphapophyses, s'étend sur deux vertèbres, et se substitue exactement à la région sacrée telle qu'elle apparaît chez les formes tétrapodes.

Remarquons, d'autre part, la présence d'hémaphyse, caractère caudal, sur la seconde vertèbre sacrée présumée qui pourrait donc être aussi bien considérée comme une caudale partiellement sacralisée.

2) LA CEINTURE PELVIENNE.

Lorsque l'animal est dépouillé, l'emplacement de la ceinture est signalé par une inscription tendineuse transversale, s'étendant de la commissure cloacale jusqu'au bord dorsal du système de l'*iliocostalis*. Il n'y a pas, comme chez *Ophisaurus apodus*, de fémur vestigial s'engageant dans un minuscule fourreau tégumentaire. La ceinture est réduite à une baguette osseuse, légèrement sinueuse, faiblement oblique en bas et vers l'avant. Nous y distinguons :

- a) une partie proximale ou iliaque, s'articulant sur l'extrémité de la branche antérieure de la première lymphapophyse ;
- b) une partie moyenne ou ischiatique, formant un éperon postérieur ;
- c) une partie distale ou pubienne, plus oblique vers l'avant et ne dépassant pas ventralement le niveau de la commissure cloacale.

Cranialement, la ceinture reçoit les derniers faisceaux de muscles axiaux du tronc, *iliocostalis*, *intercostales*.

Dans sa moitié dorsale, ou portion iliaque, s'insèrent les derniers faisceaux de l'intercostal externe provenant de l'extrémité des trois dernières côtes libres.

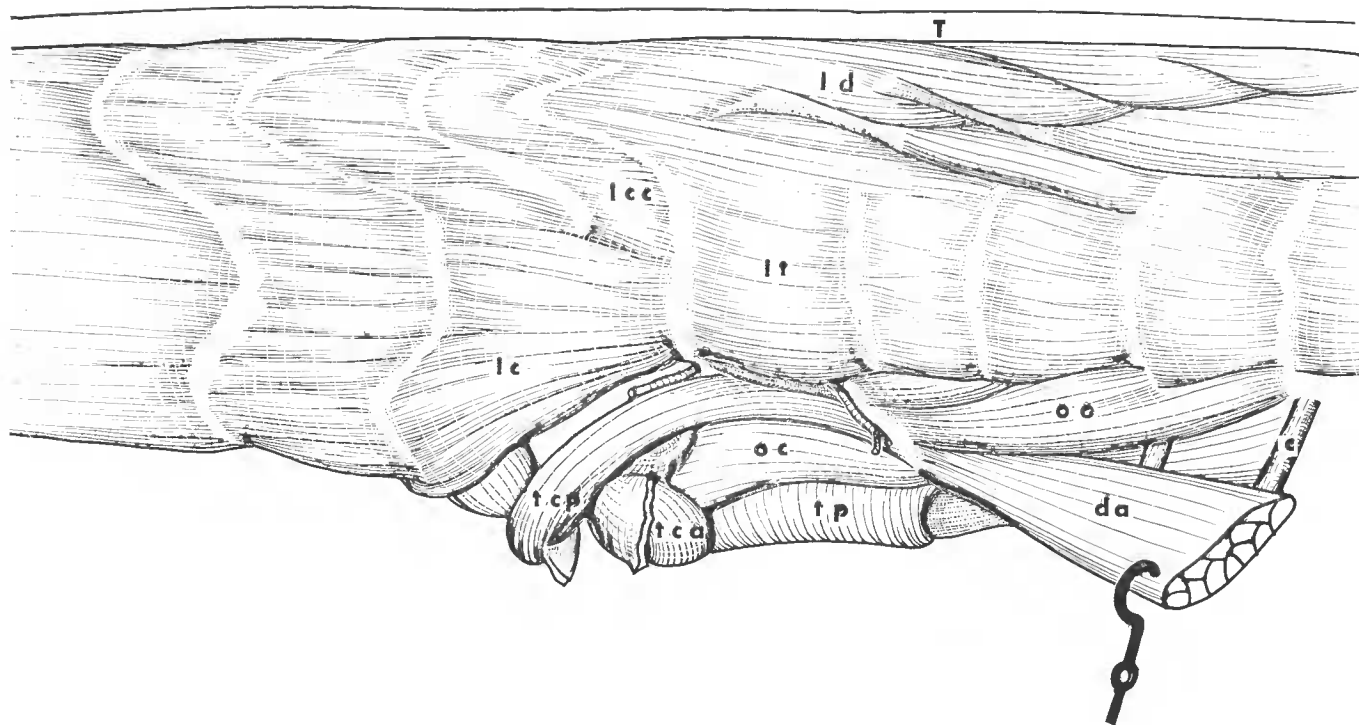


FIG. 2. — *Anguis fragilis* ♂. Région cloacale dépouillée. Vue latérale droite.

c., côte; d.a., muscle droit abdominal (*rectus abdominis*); ic., muscle ilio-caudal (*iliocaudalis*); ic.e., muscle ilio-costal de la queue (*iliocostalis caudae*); it., muscle ilio-costal du tronc (*iliocostalis trunci*); l.d., muscle long dorsal (*longissimus dorsi*); o.c., muscle oblique du cloaque (*obliquus cloacae*); o.c. muscle oblique externe (*obliquus externus*); T, colonne du transverse épineux (*spino transversalis*); t.c.a., muscle transverse antérieur du cloaque (*transversalis cloacae anterior*); t.c.p., muscle transverse postérieur du cloaque (*transversalis cloacae posterior*).

— Sur le bord cranial de sa portion pubienne s'insèrent, proximale-ment, les trois derniers faisceaux de l'oblique externe (*m. obliquus externus*) et distalement, en grande partie sur un tendon prolongeant ventralement la baguette osseuse, le droit abdominal superficiel (*rectus abdominis superficialis*).

— Sur le bord caudal de la ceinture s'attache le fort tendon de l'*ischio-caudalis* au niveau d'un processus qu'il est ainsi possible de nommer ischiatique ; ce tendon dirigé d'abord médialement vers l'arrière, contourne ensuite la base de l'hémipénis par sa face médiale, passe au-dessous, et, devenant charnu, forme une loge en gouttière pour cet organe.

3) LA MUSCULATURE DE LA RÉGION CLOACALE.

La région de l'ouverture cloacale transversale comporte les muscles sous-cutanés ordinairement présents chez les Lacertiliens.

Le transverse caudal du cloaque (*m. transversus cloacae caudalis*), recouvert par une rangée d'écailles, constitue la partie charnue de la lèvre caudale à partir de son contact avec son antimère ; il se dirige dorsalement et vers l'avant, dépasse la commissure cloacale et, décrivant un arc de cercle, vient s'insérer tout le long du ligament pubo-iliaque.

Le transverse cranial du cloaque (*transversus cloacae caudalis* = *transversus ani*) est beaucoup plus large et massif. Les deux parties antimères, en continuité, unissent les commissures, ou plus exactement, la face médiale de la base des deux hémipénis.

Le transverse du périnée (*transversus perinei*), épais vers l'arrière, s'amincit vers l'avant. Ses fibres constituent, à partir d'un raphé médian séparant les deux antimères, une nappe sanglant la paroi ventrale du proctodaeum, et viennent dorsalement s'attacher sur une bande tendineuse unissant le tendon pubien d'insertion du droit abdominal à un tendon qui gagne la région iliaque, se fondant alors avec le ligament pubo-iliaque.

L'oblique du cloaque (*obliquus cloacae*) s'insère sur le bord interne de la base de l'hémipénis et gagne vers l'avant le tendon d'insertion du droit abdominal (prolongement ventral de la portion pubienne).

Parmi les muscles plus profonds, sous-jacents à la musculature épi-et hyposomatique, le protracteur du pénis (*protractor penis*) naît ventralement par un tendon à partir de la paroi ventrale du rebord cloacal postérieur, sous le transverse cloacal ; ses fibres s'épanouissent en éventail, formant une nappe qui recouvre l'ischio-caudal et l'hémipénis et s'attachent sur un ligament tendu entre les bases et les hémaphyses des 2^e et 3^e vertèbres caudales vraies.

Rétracteur du pénis (*retractor penis*) :

Deux muscles s'insèrent sur le bord latéral de la base du pénis. Le plus superficiel naît directement par des fibres charnues sur le bord caudal de la commissure cloacale, il recouvre la base du pénis, se dirigeant dor-

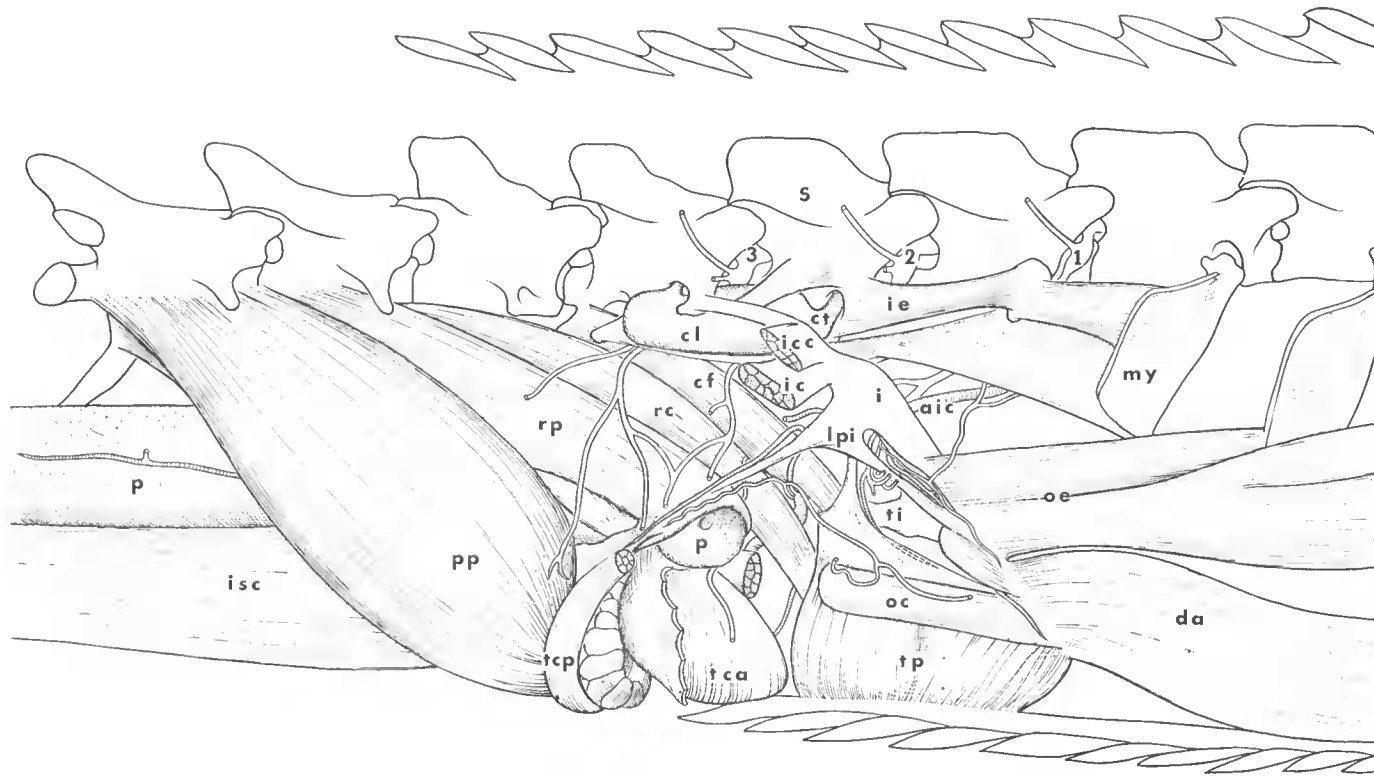


FIG. 3. — *Anguis fragilis* ♂. Région cloacale. Plan moyen, sous-jacent à la musculature axiale épisomatique et hyposomatique.

a.i.c., artère iliaque commune; c.f., muscle caudo-fémoral (*caudo-femoralis*); c.l., cœur lymphatique; c.t., canal lymphatique transverse; d.a., muscle droit abdominal; i, ilion; i.e., muscle iliocaudal; i.c.c., muscle iliocostal de la queue; i.c., muscle iliocostal externe (*m. intercostalis externus*); i.s.c., muscle ischio-caudal (*m. ischio-caudalis*); l.p.i., ligament pubo-iliaque; my, myosepte; o.e., muscle oblique externe; p, hémipénis; p.p., muscle protracteur du pénis (*m. protractor penis*); r.e., muscle rétracteur du cloaque (*m. retractor cloacae*); r.p., muscle rétracteur du pénis (*m. retractor penis*); t.c.a., muscle transverse antérieur du cloaque; t.c.p., muscle transverse postérieur du cloaque; t.i., tendon du muscle ischio-caudal; t.p., muscle transverse du périnée (*m. transversus perinei*).

salement vers l'arrière et, passant en partie sous le protracteur, s'insère sur une bande tendineuse unissant la base des 3^e et 4^e os chevrons. Le second naît par un court tendon à la face ventrale de la base du pénis ; ses fibres s'étalent vers l'arrière et vers le haut sur cet organe et s'insère au même niveau que le précédent.

Rétracteur du cloaque (*retractor cloacae* = *relevator cloacae medialis* Nishi) :

Il naît par un tendon sur la paroi ventrale du cloaque au-dessous du *transversus perinei* puis, se dirigeant vers l'arrière et vers le haut, il croise le tendon de l'*ischio-caudalis*, contourne la base du pénis par la face médiale et, passant sous le bord antérieur du *retractor penis*, s'insère sur les 2^e et 3^e os chevrons.

Dilatateur du cloaque (*dilatator cloacae*) :

Deux muscles peuvent recevoir ce nom si on ne lui conserve qu'un sens fonctionnel. D'une part, un muscle divisé en trois chefs, naît sur la face médiale de la ceinture, dans la région ischiatique et gagne vers l'arrière la paroi dorso-latérale du cloaque, au niveau de la papille urogénitale. D'autre part un long muscle médian unit l'extrémité distale du premier os chevron à la paroi dorsale du cloaque, en avant du niveau des papilles urogénitales.

Sur le bord caudal du tendon latéral d'insertion pour le *transversus perinei* naît un muscle qui longe le *retractor cloacae* et vient s'insérer sur la face latérale du premier os chevron. Ce muscle ne semble pas avoir d'équivalent dans la musculature cloacale. Nous pensons pouvoir l'identifier au muscle caudo-fémoral (m. *caudofemoralis*).

4) L'INNERVATION.

Trois nerfs rachidiens concourent à l'innervation des muscles de la région pelvienne et cloacale, la racine principale sortant en avant de la vertèbre sacrée s.s. constitue avec le nerf précédent (dernier dorsal) et le nerf suivant (premier caudal ou deuxième sacré s.l.) un plexus « lombo-sacré » relativement complexe.

La simplification morphologique de la ceinture ne permet pas de distinguer clairement les gros troncs classiques : obturateur, fémoral, sciatique et pudendique. En attendant d'avoir réuni suffisamment d'observations sur l'ensemble des Lacertiliens à membres plus ou moins régressés, nous nous contenterons ici d'un minimum d'interprétation.

1. — La première racine se dirige vers l'arrière et en bas, se divise en : a) une petite branche externe qui gagne la région ischiatique, passe sous une bride ligamentaire sur laquelle s'insère le dernier faisceau de l'oblique externe et suit le bord caudal de la région pubienne jusqu'à l'origine du droit abdominal ; b) une branche importante qui passe sous l'ilion en donnant un rameau dorsal et un rameau ventral. Le premier s'unit à

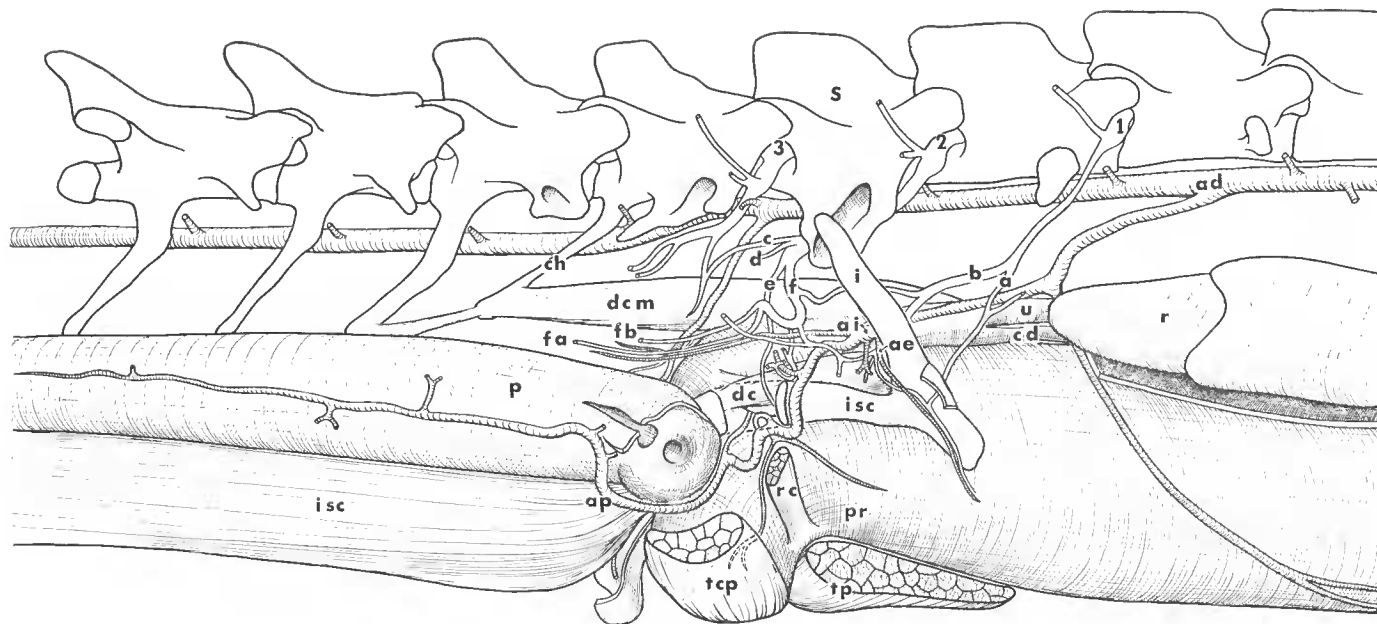


FIG. 4. — *Anguis fragilis* ♂. Région cloacale; plan profond.

a., branche ventrale du nerf lombaire (1) ; a. d., aorte dorsale ; a. i., artère iliaque interne ; a. e., artère iliaque externe ; a. p., artère pudendique ; b., branche dorsale du nerf lombaire (1) ; e., anastomose entre le nerf sacré (2) et le nerf cloacal (3) ; c. d., canal déférent ; cb., premier os chevron ; d., branche cutanée du nerf sacré (2) ; d. e., muscle dilateur du cloaque ; d. e. m., muscle dilateur médian du cloaque ; e., branche profonde du nerf sacré (2) ; f., branche principale du nerf sacré (2) ; fa., branche du nerf sacré (2) innervant les muscles rétracteurs de l'hémipenis ; fb., branche du nerf sacré (2) innervant les muscles caudofémoral et ischiocaudal ; l., ilion ; isc., muscle ischiocaudal ; p., hémipenis ; pr., paroi du *proctodaeum* ; r., lobes postérieurs du rein ; r. c., muscle rétracteur du cloaque ; S., vertèbre sacrée ; t. cp., muscle transverse postérieur du cloaque ; t. p., muscle transverse du périnée ; u., urètre ; 1., nerf lombaire ; 2., nerf sacré ; 3., nerf cloacal.

la branche principale de la racine sacrée¹, le second se divise en trois parties. L'une tourne vers l'extérieur et vers l'avant, suit la ceinture par son bord caudal, accompagnée par une petite artère, et s'unit avec la branche *a* (n. obturateur ?) ; la seconde se dirige ventralement, passe sous le ligament pubo-iliaque (fusion des ligaments pubo-ischiatique et ilio-ischiatique ?) et gagne, en se bifurquant, la face médiale du transverse caudal du cloaque. La dernière branche, dirigée caudalement, après avoir donné une branche ventrale qui suit le même trajet que la seconde, envoie un rameau au tronc sacré et vient innerver le muscle (= *caudofemoralis*) unissant la base du premier chevron caudal au ligament latéral d'insertion du transverse du périnée.

2. — La branche ventrale du nerf sacré est un tronc volumineux qui suit la face ventrale du processus transverse ; au niveau de la branche postérieure de ce dernier, il donne un petit filet (*c*) qui s'unit à un filet émanant de la racine suivante et va innerver le muscle dilatateur médian du cloaque ; un second filet (*d*), plus important, gagne la face médiale de l'ilio-caudal qu'il croise, émergeant par le bord ventral de ce muscle, au niveau de la commissure cloacale ; il se divise en deux branches cutanées ; une anastomose unit la postérieure à une branche cutanée du 3.

Le tronc principal se bifurque ensuite, la branche médiale (*e*) gagne les trois chefs du dilatateur du cloaque, la branche latérale (*f*), d'abord dirigée ventralement, décrit un coude assez brusque vers l'arrière et vers le haut. Elle reçoit deux anastomosés du rameau 1 ; après cette courbe, un filet central se détache, croise médialement la branche artérielle pour les muscles dilatateur latéral du cloaque et rétracteur de l'hémipénis, donne un petit rameau pour le muscle transverse cranial du cloaque, puis gagne la naissance de l'artère cloacale superficielle qu'elle suit dans son passage entre le m. caudo-fémoral et le m. rétracteur du cloaque ; parvenu en surface, il se dirige en une branche antérieure innervant le m. oblique du cloaque et une branche postérieure innervant la commissure cloacale. La branche principale (*f*) se divise d'autre part en deux rameaux innervant l'un (*fa*) le rétracteur du cloaque, l'autre (*fb*) le rétracteur de l'hémipénis et la partie antérieure de l'ischio-caudal.

3. — La branche ventrale du nerf cloacal (sortant en avant de la 2^e vertèbre cloacale = 2^e sacrée) innerve principalement les premiers faisceaux de la musculature hyposomatique caudale, et, en surface, la lèvre caudale du cloaque. Une petite branche se détache toutefois non loin de sa base et s'unissant au filet 2 *c*, vient innerver le muscle dilatateur médian du cloaque.

(à suivre)

1. GADOW (1882) appelle au contraire sacré le nerf sortant entre les deux vertèbres sacrées des Lacertiliens.